Revue suisse Zool.	Tome 84	Fasc. 1	p. 119-144	Genève, mars 1977

Untersuchungen über die Wirkung der Denervation auf die Muskelentwicklung bei *Pachnoda marginata* Kolbe (Coleoptera)

von

Walter Albert HEER

Mit 7 Abbildungen und 4 Tabellen

INHALTSVERZEICHNIS

Abstract

The adult development of normal and denervated metathoracic flight muscles was studied histologically and morphometrically in the Scarabeid beetle *Pachnoda marginata* Kolbe.

The differentiation of the denervated muscle fibers is hardly impaired. No alteration of the histological structure was observed on the light microscopical level.

Nerve transection largely inhibits multiplication of nuclei in the denervated muscle anlagen. Muscular growth is considerably impaired, but not stopped, the cytoplasmic area per muscle nucleus reaching only half the normal adult value.

A. EINLEITUNG

Die Insektenmuskeln sind in ihrer Entwicklung und ihrem Fortbestand von der Nervenversorgung abhängig.

Erste Hinweise verdanken wir Kopeč (1923), Williams und Schneiderman (1952) und Nüesch (1952). Diese Autoren beobachteten, dass nach Thoraxganglionektomie an jungen Schmetterlingspuppen in der Imago die willkürlichen Thoraxmuskeln fehlten.

Von Nüesch (1957, 1968), Basler (1969) und Nüesch & Bienz-Isler (1972) wurden in weiteren Experimenten die quantitativen und zeitlichen Verhältnisse bei *Antheraea polyphemus* und *A. pernyi* licht- und elektronenoptisch verfolgt. Untersuchungen an Thoraxmuskeln hemimetaboler Insekten wurden von Teutsch-Felber (1970) an *Periplaneta americana* und von Thommen (1973) an *Grylhus bimaculatus* durchgeführt.

In den bisherigen Arbeiten wurde der „fibrilläre" Insektenmuskel gewisser Holometaboler (z.B. Coleoptera, Diptera, Hymenoptera) nicht berücksichtigt. Die vorliegende Arbeit sollte nun in quantitativer und qualitativer Hinsicht Aufschluss über die Wirkung der Denervation auf die Imaginalentwicklung der direkten und indirekten fibrillären Flugmuskeln des Metathorax von *Pachnoda marginata* Kolbe (Col. Scarabaeidae) geben. Die Entwicklung denervierter Muskeln wurde mit derjenigen normaler Fasern verglichen.

An dieser Stelle möchte ich meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. H. Nüesch, unter dessen Leitung die vorliegende Arbeit im Zoologischen Institut der Universität Basel entstand, für sein stetes Interesse und die wertvollen Ratschläge und Anregungen herzlich danken.

Bedanken möchte ich mich auch bei Herrn Dr. h. c. R. Wyniger für die Abgabe einiger Pachnoda-Engerlinge und Imagines und wertvollen Hinweise für die Zucht.

B. MATERIAL UND METHODE

1. Versuchstiere

Für die vorliegenden Untersuchungen dienten Puppen und Imagines des tropischen Rosenkäfers *Pachnoda marginata Kolbe* (Scarabaeidae, Cetoniinae). Die Zuchtbedingungen entsprachen weitgehend dem von Wyniger (1974) beschriebenen Verfahren.

Die Normal- und Versuchstiere wurden nach der Verpuppung ausserhalb des Kokons bei $25^0C \pm 0{,}5^0$ in einer sterilen Farbschale (2×3 cm) und diese wiederum in einer sterilen Petrischale gehalten. Um Haemolympheverluste durch Eintrocknen zu

vermeiden, wurden einige ml Wasser mit 0,1% Chinosol W [1] (Fungizid) in die Petrischale gegeben. Die Imaginalentwicklung (Puppenstadium) dauert ausserhalb des Kokons 19,5—21 Tage.

2. Operationstechnik

Alle Versuchstiere wurden 7 h (±1 h) nach der Puppenhäutung operiert. Zu diesem Zeitpunkt ist die Chitinhülle bereits genügend erhärtet und die Operation konnte ohne Blutverlust durchgeführt werden. Die Melaninbildung des Blutes wurde mit Phenylthioharnstoff verhindert (Williams 1946). Bei der frisch geschlüpften Puppe ist der operative Eingriff nur unter hohem Blut- und Fettkörperverlust möglich. Operationen zu einem späteren Zeitpunkt erwiesen sich ebenfalls als ungeeignet. Die erhärtete, starre Chitinhülle einer älteren Puppe verunmöglicht ein Freilegen des Operationsfeldes ohne starke Schädigung des Tieres.

Die Tiere wurden unter CO_2-Narkose operiert. Die Instrumente und der Arbeitsplatz wurden mit Sagrotan [2] desinfiziert. Der Eingriff erfolgte von der Ventralseite her. Durch die Lage des Bauchmarkes bedingt, liegt das Operationsfeld zwischen Kopfanfang und den Coxen II. Das Operationsfeld wurde durch Hochheben des Kopfes und und Zurückstossen der Coxen I und II freigelegt. Median wurde ein schmaler Chitinstreifen entfernt. Der Fettkörper wurde vorsichtig sagittal geteilt (nicht entfernt!) und die Ganglien lagen frei. Je nach Operationstyp wurden die entsprechenden Nerven oder Ganglien mit einem Haken leicht angehoben und mit der Iridektomieschere abgetrennt und entfernt. Dabei wurden nach Möglichkeit alle Tracheenverletzungen vermieden. Bei sämtlichen operierten und scheinoperierten Tieren wurde die Wunde mit dem Wundspray Nobecutan [3] verschlossen. Nach Ablauf der Entwicklungszeit mussten die Tiere aus der Puppenhülle befreit werden. Mit der Exuvie liess sich auch der Wundverschluss leicht entfernen.

Eine Anzahl Puppen wurde ohne Eingriff am Nervensystem scheinoperiert zur Feststellung allfälliger genereller Operationsschäden.

3. Auswertung

Die Puppen und Imagines wurden mit CO_2 betäubt und mit Aethylacetat getötet. Diese Methode erlaubt eine Fixierung der Muskeln in entspanntem Zustand. Um die Lage und den Kontraktionszustand der Flugmuskeln nicht zu verändern, wurden nur Kopf, Extremitäten und Teile des Abdomens abgetrennt. Das Fixiergemisch (Bouin-Dubosq-Brasil) wurde vorsichtig in den Thorax injiziert. Die fixierten Tiere wurden in 80% igem Alkohol sagittal halbiert, die Muskeln herauspräpariert, gemessen und über Paraplast zu histologischen Präparaten aufgearbeitet (Schnittdicke 7 μ). Folgende Färbemethoden wurden angewandt: — für Uebersichtsbilder: Hämalaun-Mayer/Benzopurpurin; Hämatoxylin-Delafield. — für die Struktur der Kerne und der Querstreifung: Hämatoxylin-Heidenhain; Bodian; Silberimprägnation nach Rowell.

Die anatomische Form der ausgewählten Muskeln, weitgehend parallel liegende Fasern, erleichterte die quantitative Auswertung. Zur Bestimmung der Faserzahl und der Muskelquerschnittsfläche genügten, wie Voruntersuchungen ergaben, Messungen an Querschnitten einer schmalen Zone der Muskelmitte. In dieser Zone setzen bei den

---

[1] Riedel-de Haen AG, Seelze-Hannover (Firma Hokochemie AG, Langenthal).
[2] Schülke und Mayr GmbH, Nordstedt - Hamburg.
[3] Nobel - Pharma, Schweden (Globopharm AG. Küsnacht-Zürich).

drei untersuchten Muskeln auch die Nerven an. Die Bestimmung verschiedener Merkmale (Faserzahl, Fläche, Sarcomerenlänge, etc.) erfolgte an Quer- und Längsschnitten des gleichen Muskels und damit im vergleichbaren histologischen Zustand (Schrumpfung).

Nach dem System der optischen Flächenintegration (Punktzähl- oder Treffermethode, vgl. Leitz-Mitt. Suppl. Band I 1970/72; HENNIG 1967, SITTE 1967) wurde die Gesamtquerschnittsfläche der Muskeln bestimmt. Dieses neuere Punktzählverfahren hat den Vorteil, dass auch bei ungünstiger Präparation oder stark zerteilter Querschnittsstruktur die Fläche rasch und mit hinreichender Genauigkeit bestimmt werden kann. Das Rasterbild wurde von einer 10×10 cm grossen Rasterplatte mit quadratisch angeordneten Punkten über den Zeichentubus in das mikroskopische Bildfeld eingespiegelt.

Die Kerne im „fibrillären" Flugmuskel von *Pachnoda* liegen parallel zur Faserachse und sind über die gesamte Faserquerschnittsfläche unregelmässig verteilt, was eine Bestimmung am Totalpräparat erschwert. Die für die Berechnung der Kernzahl-Faservolumen-Relation benötigte Kernzahl wurde aus Teilproben an Querschnitten der mittleren Muskelzone ermittelt (vgl. SPEICH 1973, THOMMEN 1973). An Querschnitten werden aber nicht ganze Kerne, sondern Kernanschnitte gezählt. Nach der Korrekturformel von ABERCROMBIE (1946) liess sich die tatsächliche Kernzahl NK pro Querschnitt berechnen:

$$NK = nK \cdot \frac{T}{L+T}$$

nK = Anzahl Kernanschnitte, T = Schnittdicke = 7 μ
L = durchschnittliche Kernlänge (wurde an Längsschnitten bestimmt).

Das Kernzahl-Faservolumen-Verhältnis ergibt sich nach der Formel:

$$\text{Faservolumen pro Kern} = \frac{F \cdot T}{NK}$$

F = Querschnittsfläche der Faser.
T = Schnittdicke.
NK = die theoretische, der gemessenen Fläche zugeordnete Anzahl ganzer Kerne des Faserquerschnittes.

Die Länge der Sarcomeren wurde an Längsschnittpräparaten mit einem Wild-Messokular mit geeichter Strichplatte bestimmt.

C. UEBERSICHT UEBER DIE BEARBEITETE MUSKULATUR, INNERVATION UND NERVENSYSTEM

Die Anatomie der metathorakalen Muskeln wurde beschrieben von STRAUS (1828), STELLWAAG (1914) und RÜSCHKAMP (1927) an *Melolontha melolontha*, *Lucanus cervus* und *Cetonia aurata*. DARWIN und PRINGLE (1959) beschrieben die Verhältnisse bei *Oryctes rhinoceros*, PRINGLE (1957, 1974) und MATSUDA (1970) gaben eine allgemeine Uebersicht. Die Ergebnisse der Sektion von mehreren Pachnoda-Individuen zeigten eine gute Uebereinstimmung mit den Angaben von DARWIN und PRINGLE.

Bei der Bezeichnung der Muskeln folge ich der Nomenklatur von DARWIN & PRINGLE (1959), der ich diejenige von KÉLER (1963) und MATSUDA (1970) gegenüberstelle.

Die Auswahl der für die Denervationsversuche und eine postoperative quantitative Analyse geeigneten Flugmuskeln richtet sich nach der Funktion, der Innervation und der Gestalt. Die Muskeln durften keine Innensehnen aufweisen und sollten bei der Sektion

ohne Faserverlust herauspräpariert werden können. Diese Eignungskriterien erfüllten die drei grössten Muskeln des Metathorax:

1. *Der dorso-longitudinale Muskel* dlm_1

Nr. 131 (v. Kéler), t 14 (Matsuda)

Dieser indirekte Flugmuskel, ein Flügelsenker, weist eine balkenförmige, im Querschnitt beinahe rechteckige Gestalt auf. Die Fasern laufen parallel. Er inseriert am Praephragma des Metatergums und zieht direkt über dem Darm liegend zum Ansatz am Postphragma. Die Innervation erfolgt vom Hinterflügelnerv (III N 1) aus über den III N 1 a 1 (vgl. Abb. 1).

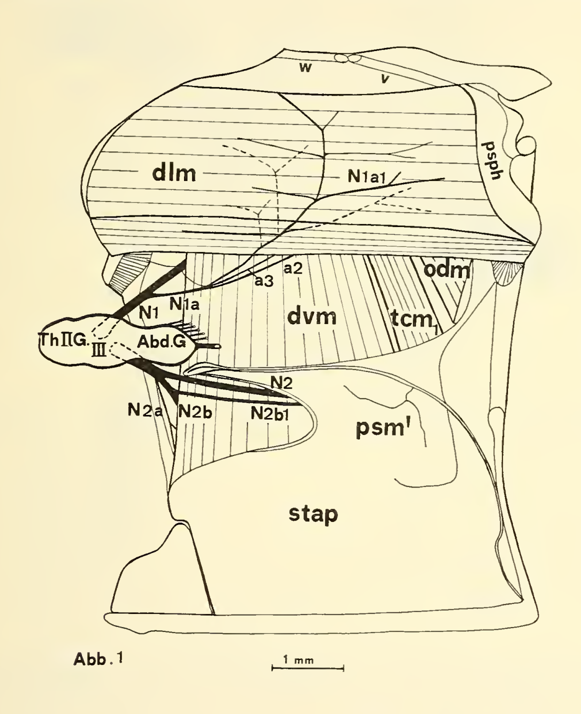


Abb. 1

2. *Der dorso-ventrale Muskel dvm*

Nr. 135 (v. Kéler), tp 5 (Matsuda)

Der dvm, ein Antagonist des dlm, erfüllt die Funktion eines Flügelhebers. Dieser flache, leicht trapezförmige und ausserordentlich mächtige indirekte Muskel hat seinen Ursprung an der caudoventralen Partie der kräftigen Sternalapophyse. Er inseriert

mit der kleineren Fläche dorsal an der lateralen Seite des Praescutums. Der dvm wird vom Pleuralnerv (III N 2 b) aus durch den III N 2 b 2+3 innerviert (vgl. Abb. 2).

3. *Der basalare Muskel bm*

Nr. 142 (v. Kéler), p 3 (Matsuda)

Ein grosses, sehnenartiges und becherförmiges Apodem dient dem bm als vergrösserte Insertionsfläche. Der Ursprung des bm liegt am Sternum, lateral vom dvm. Beinahe auf der gesamten Länge weist der bm eine konstante, elliptische Querschnittsfläche auf. Die Innervation erfolgt vom Pleuralnerv (III N 2 b) aus durch den III N 2 b 6 (vgl. Abb. 3). Nach Darwin & Pringle (1959), Machin & Pringle (1959), McCann & Boettiger (1961) und Ikeda & Boettiger (1965) erfüllen der bm und der Subalarmuskel sm der Lamellicornia während des normalen Fluges eine Doppelfunktion. Neben dem Senken der Flügel, gemeinsam mit dem dlm, sind sie für die Drehbewegung (wing twisting) und die Flugsteuerung (wing movement pattern) verantwortlich und besitzen teilweise eine komplexe und polyneuronale Innervation.

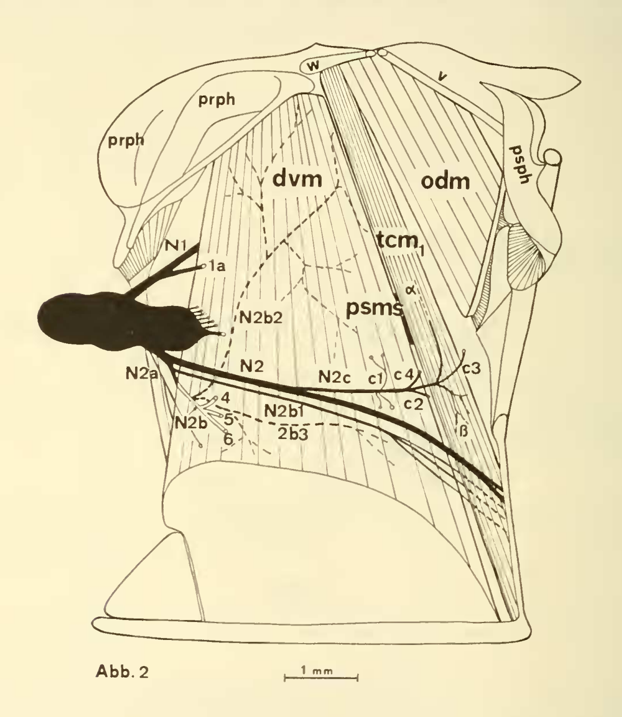


Abb. 2

Die gesamte Ganglienkette von *Pachnoda* ist bereits in der frühen Larve stark verkürzt und in die vorderen Körpersegmente verlagert. Während der Larvalentwicklung

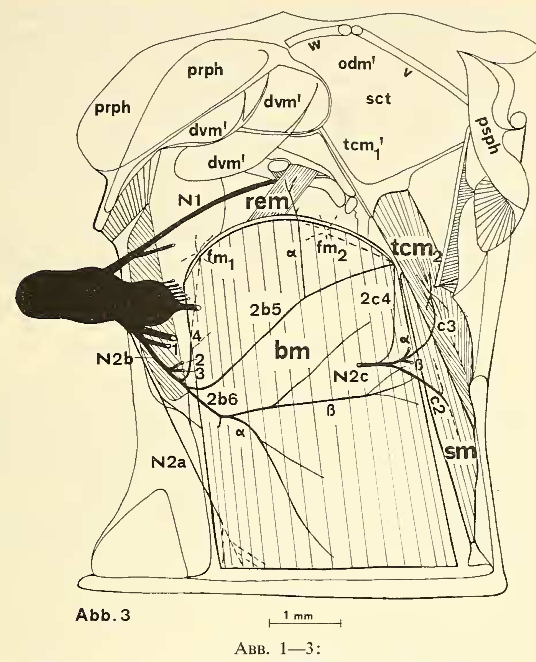


ABB. 1—3:

Rechte Hälfte des Metathorax einer Imago (Sagittalschnitt), Ansicht von innen. Nur die Nerven des Metathorax gezeichnet. Reihenfolge der Abb.: median (Abb. 1) → lateral (Abb. 3).

Abd. G.	Abdominalganglien
bm	Basalar-Muskel
dlm	Dorsolongitudinal-Muskel
dvm	Dorsoventral-Muskel
dvm'	Insertion des dvm
fm 1,2	Flügelfaltmuskel 1 und 2
N 1	Hinterflügelnerv
N 2	Bein-Pleura-Nerv
odm	Obliquedorsal-Muskel
odm'	Insertion des odm am Scutalwulst
prph	Praeapophyse
psm'	Ursprung des Pleurosternal-Muskels
psms	psm-Sehne
psph	Postapophyse
rem	Retractor extensoris
sct	Scutum
sm	Subalar-Muskel
stap	Sternalapophyse
tcm 1,2	Tergocoxal-Muskel 1 und 2
Th II-G	Thorax II-Ganglion
Th III-G	Thorax III-Ganglion
v	V — Leiste (V — shaped ridge)
w	transverse ridge

verlagert sich das Bauchmark noch weiter nach vorne. In der Puppe treten keine grossen Veränderungen mehr auf. Das Th.I-Ganglion liegt in der Imago im Prothorax. Ein kurzes Konnektiv verbindet es mit dem Th.II-G., das mit dem Th.III-G. total verwachsen ist, beide liegen im Mesothorax. Dabei liegt das Th.III-G. dicht vor der Segmentgrenze. Die verwachsenen Abdominalganglien ragen in den Metathorax. Abgesehen von dem bei *Oryctes* (MICHELS 1880, *O. nasicornis*; GRESSITT 1953, *O. rhinoceros*) und *Passalus cornutus* Fabr. (CODY & GRAY 1938) etwas verlängerten Konnektiv zwischen den Th.I- und Th.II-G. zeigt die Imago von *Pachnoda* einen diesen Formen entsprechenden Aufbau der Ganglienkette.

Die junge Puppe weist bereits einen dem imaginalen Innervationsmuster sehr ähnlichen Nervenverlauf auf. Vom Th.III-Ganglion gehen 2 Nerven ab. Ein Nebenast des Hinterflügelnervs zieht dorsal zu den dlm und odm (Obliquedorsalmuskel). Der Beinpleuranerv innerviert die übrige Metathoraxmuskulatur.

D. NORMALENTWICKLUNG DER MUSKELN

In der frisch geschlüpften Puppe sind alle adulten Flugmuskeln als Anlage vorhanden. Die Muskeln sind noch sehr klein, die Fasern liegen dicht aneinander. Die dvm und bm nehmen fast die gleiche anatomische Lage ein wie in der Imago. Der dlm jedoch wird von einer ursprünglich lateralen Lage während der Endoskelettdifferenzierung nach median eingeschwenkt und etwas in die Tiefe verlagert.

Die beiden indirekten dlm und dvm und der direkte bm wurden in dreitägigen Abständen während der gesamten Puppenzeit histologisch und morphometrisch untersucht. Folgende Merkmale wurden dabei geprüft:

— Faserzahl
— Muskellänge
— Muskeldicke (Querschnittsfläche des Muskels bzw. der einzelnen Fasern)
— Zahl der Kerne pro Muskelquerschnitt
— Verhältnis von Kernzahl zu Faservolumen (Kerndichte)
— Querstreifung und die Länge der Sarcomeren

Diese Kriterien weichen während der Imaginalentwicklung bei den einzelnen Muskeln verschieden stark vom Adultzustand ab. Als Adultwert (= 100%) wurden die am frisch geschlüpften Käfer (nach 20,5 Tagen Puppenzeit) gemessenen Mittelwerte eingesetzt. Die quantitativen Ergebnisse (Mittelwert, Variationsbreite, % des Adultwertes) sind in den Tabellen 1 a-c zusammengefasst.

Faserzahl

In den dlm, dvm und bm der frisch geschlüpften Puppe von Pachnoda sind bereits alle Muskelfasern vorhanden, die Faseraufteilung ist abgeschlossen.

Längenwachstum

Das Längenwachstum der Flugmuskeln steht in engem Zusammenhang mit der Differenzierung der endoskelettalen Strukturen. So hat der dvm, der bereits am 1. Puppentag seine anatomische Adultlage einnimmt, in diesem Zeitpunkt schon die imaginale Muskellänge erreicht. In der jungen Puppe nimmt der bm ebenfalls seine Adultlage ein, wird sich aber, bedingt durch das folgende Dickenwachstum, an der

schrägen Sternalwand noch ausdehnen und dabei seine Länge verändern. Der enge Zusammenhang zwischen dem Muskellängenwachstum und der Entwicklung der Phragmata tritt besonders auffällig beim dlm hervor. Dieser flache, lateral direkt der Puppenhülle anliegende Muskel inseriert vorn an einer verdickten Epidermisleiste. Hinten setzt er an der Postphragmaanlage, die nicht mehr verlagert wird, an. Gleichzeitig mit dem Wachstum der Praephragmaanlage setzt auch das Muskellängenwachstum nach vorne und das Dickenwachstum in medianer Richtung ein. HINTON (1961) erklärt die Verlagerung der sich differenzierenden Muskeln während der Imaginalentwicklung bei *Simulium ornatum* durch ein lokal verschiedenes Epidermiswachstum. Schon am 15. Tag weist der dlm die imaginale Länge auf und nimmt die normale anatomische Lage des adulten Muskels ein. Die Differenzierung der Phragmata ist in diesem Zeitpunkt ebenfalls abgeschlossen.

BASLER (1969) stellte an *Antheraea pernyi* (Lep.) durch das beginnende Vorwachsen der Phragmata am 6. Entwicklungstag ebenfalls ein Einschwenken der dlm-Anlage nach median fest.

Kernvermehrung

Die Muskelkerne liegen am 1. Puppentag bei den drei Muskeln an der Faserperipherie und teilweise im Zentrum. Nach dem 6. Puppentag sind die Kerne unregelmässig über die gesamte Faserquerschnittsfläche verteilt. Die Kernvermehrung eilt dem Dickenwachstum voraus.

Die Kernzahl pro Querschnitt wurde bei den drei Muskeln auch an 10 Monate alten ♂ Imagines bestimmt. Die Muskeln und Kerne dieser älteren Tiere wiesen keine degenerativen Veränderungen auf. Die Kernzahlen weichen nur unwesentlich von den Werten beim frisch geschlüpften Tier ab. Die Hauptvermehrung der Kerne findet demnach während der Entwicklung in der Puppenhülle statt. Das histologische Querschnittsbild gleicht demjenigen der entsprechenden Muskeln von *Lucanus cervus* L. (vgl. dazu SMITH, 1964; Abb. 90-93).

Dickenwachstum (Zunahme der Muskelquerschnittsfläche)

Vom 1. Puppentag bis zum 12. Tag zeigen die drei Muskeln einen weitgehend ähnlichen Wachstumsprozess. Während dieser Periode erfolgt eine langsame, fast lineare Zunahme der Querschnittsfläche. Ein besonders starkes Dickenwachstum wurde zwischen dem 12. und 15. Puppentag beobachtet. So nimmt in dieser Zeit die Querschnittsfläche im Mittel um 32% (dlm), 38% (dvm), 37% (bm) zu. Im frisch geschlüpften Käfer (Normalwert, 100%) ist das Dickenwachstum noch nicht abgeschlossen. Messungen an 10 Monate alten ♂ Imagines ergaben eine starke Zunahme der Muskelmasse; so wies der dlm eine Fläche von 234% auf.

Histologische Struktur

In den vorliegenden Untersuchungen wurde Entwicklung und Differenzierung der metathorakalen dlm, dvm und bm von *Pachnoda* lichtoptisch, histologisch studiert. Diese Flugmuskeln entsprechen dem fibrillären Muskeltyp (vgl. dazu PRINGLE 1957, 1974; DARWIN & PRINGLE 1959 [*Oryctes*, *Lucanus*, *Melothontha*], Smith 1961, 1965 [*Tenebrio*], MATSUDA 1970 und USHERWOOD 1975).

Der fibrilläre Muskel ist charakterisiert durch die ausserordentliche Grösse der Fasern und Fibrillen (vgl. Abb. 6). Das Querschnittsbild der Faser ist unregelmässig, balken- bis zylinderförmig. Die Fasern sind über den gesamten Muskelquerschnitt von gleichmässigen Zwischenräumen umgeben. Dieser Raum wird von einem reich ent-

wickelten Tracheennetzwerk, Blutzellen und selbst noch bei der frisch geschlüpften Imago von Fettkörper ausgefüllt. Im Muskel der 10 Monate alten Imagines fehlt der Fettkörper, die Zwischenräume sind kleiner und von mächtigen Tracheen erfüllt. Auch in Gefrierschnitten beträgt beim bm von *Oryctes* (DARWIN & PRINGLE) der Zwischenraum 50-60% der Muskelquerschnittsfläche.

Jede Muskelfaser wird peripher durch das Sarcolemm begrenzt. Die mächtigen Fibrillen (Sarcostyle) und die dazwischen liegenden länglichen Kerne sind über die ganze Querschnittsfläche der Faser verteilt. Die Sarcostyle liegen in unterschiedlichen Abständen, teilweise in Gruppen, nebeneinander (Abb. 6). Diese Zwischenräume sind einerseits auf die ins Sarcoplasma eindringenden Tracheolen und anderseits wahrscheinlich auf eine Schrumpfung des Gewebes durch die histologische Verarbeitung zurückzuführen.

Querstreifung und Sarcomeren

Die Sarcomeren der quergestreiften Flugmuskeln von *Pachnoda marginata* werden durch die Z-Membran begrenzt, die aber lichtoptisch nicht mit Sicherheit gefunden wurde. Auch JORDAN (1955) konnte an fibrillären Flugmuskeln von *Popillia japonica* (Scarabaeidae), nach Heidenhain gefärbt, die Z-Membran nur schwer finden. SMITH (1961) und DE KORT (1969) konnten jedoch elektronenoptisch die Z-Membran in den fibrillären Flugmuskeln von *Tenebrio molitor* und *Leptinotarsa decemlineata* nachweisen. Zwischen den Z-Membranen liegen die I-, A- und H-Bänder. Im entspannten Zustand nimmt das A-Band als dunkler Streifen zwischen den schmalen und hellen I-Bändern den Grossteil der Sarcomerenlänge ein. In einer Frühphase der Kontraktion haben die A-Bänder eine zweilappige Form, und in einem späteren Stadium erscheint zwischen den A-Hälften das H-Band (Hensen'sche Zwischenscheibe) (vgl. dazu auch JORDAN 1955). Im Schlüpfstadium und bei den 10monatigen Imagines wurde bei den drei Muskeln eine mittlere Sarcomerenlänge von 2,9 μ (2,8-3,1 μ; n = 8, resp. n = 4) gemessen. Die quergestreiften, fibrillären Flugmuskeln der Käfer weisen relativ kurze Sarcomeren auf. SMITH (1961) gibt für *Tenebrio* eine mittlere Sarcomerenlänge von ungefähr 2 μ. an. DE KORT (1969) für *Leptinotarsa* 2,2-2,5 μ.

Am 12. Entwicklungstag konnte an *Pachnoda*-Puppen bei allen drei Muskeln das Auftreten der Querstreifung zum ersten Mal festgestellt werden. In diesem Stadium sind die Fibrillen noch ausserordentlich fein. Daher bereitet der Nachweis der Querstreifung grosse Mühe. Am 15. Puppentag ist die Länge der Sarcomeren bereits messbar. In der Regel beträgt sie etwas mehr als 3 μ und entspricht damit der adulten Sarcomerenlänge. Das A- und das I-Band lässt sich deutlich unterscheiden. Die zwischen den Fibrillen liegenden Mitochondrien konnten lichtoptisch nicht eindeutig nachgewiesen werden. Ein ausgeprägtes interfibrilläres Tracheolennetz sorgt für einen wirkungsvollen Gasaustausch. Nach SMITH (1961) sind die Tracheolen extrazellulär und auch in den feinsten Verästelungen vom Plasmalemma (T-System) umgeben.

Kernzahl — Faservolumen — Relation (Kerndichte)

In bestimmt differenzierten Zellen besteht normalerweise ein konstantes Verhältnis zwischen der Kernzahl und der Plasmamasse. Die Ueberprüfung dieser Regel an den dlm, dvm und bm sollte Aufschluss geben über allfällige Zusammenhänge zwischen der Kernvermehrung und dem Plasmawachstum während der Imaginalentwicklung. Dabei muss berücksichtigt werden, dass das an Querschnitten messbare Faservolumen die plasmatische Grundsubstanz, die Fibrillen, andere Organellen und die Kernmasse umfasst. Die Berechnungsweise des anhand von Querschnittsmessungen bestimmten Kernzahl-Faservolumen-Verhältnis ist auf Seite 122 beschrieben.

Nach dem Schlüpfen der Imago findet praktisch keine Kernvermehrung mehr statt. Das Faservolumen nimmt zuerst langsam und nach dem 12. Puppentag bei allen drei Muskeln rascher zu. Das einem Kern entsprechende Faservolumen nimmt bis zum 10. Monat auf mehr als das Doppelte zu, z.B. beim bm von 3052 auf 7041 μ^3 pro Kern.

E. DENERVATION DER MUSKELN

In 7 Versuchsreihen wurde nach einer Operationsmethode gesucht, die einen wirksamen Nervenunterbruch während der gesamten Imaginalentwicklung garantierte. Insgesamt wurden 152 Puppen 7 h nach der Häutung operiert. Die erste Operationsserie an *Pachnoda*, eine einseitige Durchtrennung des Hinterflügelnervs (III N 1) und Beinpleuranervs (III N 2), zeigte bereits das hohe Regenerationsvermögen der proximalen Nervenstümpfe.

Wie schon bei der Beschreibung der Operationsmethode (vgl. Seite 121) begründet, musste auf Nachoperationen verzichtet werden. Mit Ganglienektomie wurde nun versucht, die kurze Distanz zwischen dem nach vorne verlagerten Bauchmark und den Erfolgsorganen zu vergrössern. Der längere Weg sollte die proximalen Regenerate daran hindern, innerhalb nützlicher Frist die Muskelanlagen zu erreichen.

Die einfache Ganglienektomie schien aber am vorderen Ganglion eine noch lebhaftere Regeneration auszulösen. Der periphere Nervenstumpf der III N 1 und III N 2 blieb bei den meisten Tieren auf der Höhe der Schnittstelle erhalten. Oft wurden kurze, feine Regenerate sensorischer Nerven gefunden, die sich an einen Intersegmentalmuskel an der Segmentgrenze legten oder sich im Fettkörper verloren. In 2 Serien wurde nach der Ganglienexstirpation ein kleines steriles Plastikplättchen als Hindernis quer hinter das letzte der im Thorax verbliebenen Ganglien implantiert. Eine gewisse Beeinträchtigung der Hämolymphzirkulation wurde dabei bewusst in Kauf genommen. Während der Bildung des Exoskeletts wurden die Plättchen jedoch nach aussen abgestossen. Die erhoffte Wirkung blieb aus.

Nur in der letzten Serie (Nr. 7) war es möglich, das Regenerationsgeschehen während der gesamten Imaginalentwicklung von den denervierten Muskelanlagen weit entfernt zu lokalisieren. In dieser Serie wurden 33 Puppen operiert (Exstirpation der Th. I-, Th. II-, Th. III- und der Abdominalganglien). 3 bis 12 Tage nach dem schweren Eingriff starben insgesamt 14 Puppen. 2 Imagines wurden wegen einer abnormalen Darmentwicklung, 2 Tiere wegen zahlreicher Einschlusskörperchen in Haemolymphe und Fettkörper nicht weiter untersucht. Bei 2 Käfern mit etwas weniger Einschlusskörperchen wurde nur die Muskellänge ausgemessen. Nur 13 Imagines gelangten in die histologische quantitative Auswertung, da nach strenger Kontrolle bei ihnen eine Muskelreinnervation mit Sicherheit ausgeschlossen werden konnte. Die Muskeln der beiden Thoraxseiten wiesen neben einer weitgehend gleichen Masse auch eine normale Differenzierung auf. Die Imaginalentwicklung der denervierten Tiere betrug im Mittel 22 Tage (21-23), diejenige der Normaltiere 20,5 Tage (19,5-21).

F. ERGEBNISSE DER DENERVATION (Operationsserie Nr. 7)

1. Untersuchung als Imago

Die Wirkung der Nervenunterbrechung auf die Faserzahl, Muskellängenwachstum, Muskeldickenwachstum, Kernvermehrung, Verhältnis von Kernzahl zu Faservolumen und auf die Differenzierung der Feinstruktur (Querstreifung) wurde an den dlm, dvm

und bm im Adultstadium histologisch quantitativ untersucht. In die Analyse der einzelnen Kriterien wurde, sofern nichts anderes vermerkt ist, 10 Tiere einbezogen und pro dlm, dvm, bm je 20 Muskeln ausgewertet (d.h. je links und rechts). Die Ergebnisse (Mittelwert, Variationsbreite, postoperative Wachstumsleistung in % des normalen Adultwertes) sind in der Tabelle 2 zusammengestellt.

Faserzahl

Die mittlere Faserzahl der denervierten Muskeln liegt wie erwartet in der Imago innerhalb der für die Normaltiere geltenden Variationsbreiten, da die Faseraufteilung bereits im Operationsstadium abgeschlossen ist.

Längenwachstum

Es wurden je 24 dlm, dvm und bm ausgewertet. Die Ueberprüfung der Muskellängen denervierter Imagines ergab wie erwartet beim dvm einen Mittelwert von 100 % der Normallänge. Hinweise auf eine effektive Beinträchtigung des postoperativen Längenwachstums können nur die Ergebnisse der dlm und bm geben. Der dlm weist im Operationsstadium erst 53% und der bm 77% der adulten Normallänge auf. Wie bereits erwähnt, steht die Imaginalentwicklung des dlm und bm in engem Zusammenhang mit der Differenzierung des Endoskeletts. Die Differenzierung und Entwicklung des Skeletts wird von der Nervenunterbrechung nicht beeinflusst. Sogar die Ansatzstellen des dlm und bm sind in ihrer normalen Grösse entwickelt.

In der Imago erreicht der denervierte dlm nur 76% und der bm 86% der adulten Normallänge, d.h. die postoperative Leistung des Längenwachstums beträgt beim dlm nur die Hälfte und diejenige des bm nur 2/5 der Normalleistung. Die Fläche zwischen dem Meso- und Metaphragma bildet ein Trapez, bei dem die laterale Seite etwas kürzer als die mediane ist. Neben dem Längenwachstum wird besonders das Dickenwachstum in medianer Richtung stark gehemmt. In der Imago nimmt infolgedessen der denervierte dlm eine laterale und nicht die normale mediane Lage ein, d.h. der Muskel bleibt im Mittel kürzer, trotzdem die skelettalen Ansatzstellen vorhanden wären. Im Vergleich mit dem Normalmuskel weist auch der denervierte bm kleinere Flächen an den Ansatzstellen auf. Die Insertion an der Scheibe, aber auch der Ansatz an der schrägen Sternalwand liegen im Gegensatz zum Normalmuskel etwas lateral.

Kerne

	Operationsstadium:	*Imago:*
dlm	454 Kerne pro Querschn., 34%*	280 Kerne pro Querschn., 21%*
dvm	343 Kerne pro Querschn., 24%*	377 Kerne pro Querschn., 27%*
bm	538 Kerne pro Querschn., 25%*	565 Kerne pro Querschn., 26%*

* = % des Normalwertes.

Wie die quantitativen Angaben belegen, wird die Kernvermehrung von der Nervenunterbrechung besonders stark betroffen. Die Kernzahl der denervierten dvm und bm übersteigt nur knapp diejenige des Operationsstadiums. Am empfindlichsten beeinträchtigt ist die Kernvermehrung des dlm. Die mittlere Kernzahl liegt sogar deutlich unter dem Wert im Operationsstadium. Es wurde jedoch in keinem der untersuchten Muskeln Andeutungen eines Kernzerfalls festgestellt. Wie die Tabelle 2 zeigt, ist die Kernzahl schon 6 Tage p.o. auf den Wert im Operationsstadium vermindert.

Dickenwachstum (Zunahme der Muskelquerschnittsfläche)

Die Denervation wirkt sich allgemein auf das Dickenwachstum der Muskeln stark hemmend aus. Sie führt aber nicht zu einer vollständigen Wachstumshemmung.

Die drei untersuchten Muskeln weisen eine unterschiedliche Faserzahl und Querschnittsfläche auf. Die folgende Gegenüberstellung der mittleren Faserfläche der normalen und denervierten Tiere zeigt die effektive Wachstumsleistung während der Imaginalentwicklung.

	dlm		dvm		bm	
	μ^2	Wachstumsfaktor	μ^2	Wachstumsfaktor	μ^2	Wachstumsfaktor
Operationsstadium	493	1	337	1	235	1
Imago denerviert	1240	2,5	1712	5,1	1429	6,1
Imago normal	9775	19,8	12870	38,2	9130	38,9

Histologische Struktur

Die denervierten Muskeln zeigen ein anderes Querschnittsbild als die Normaltiere. So liegen in den Muskeln des Operationsstadiums und der Normalimagines die Fasern regelmässig angeordnet, von gleichmässigen Zwischenräumen umgeben, über den gesamten Muskelquerschnitt verteilt. Die Fasern der denervierten Muskeln dagegen liegen einzeln oder in grösseren Gruppen, mit recht unregelmässigen Abständen, über die Querschnittsfläche zerstreut. Die Zwischenräume werden wie bei den Normalmuskeln von Tracheen, Fettkörper und Blutzellen erfüllt.

Dagegen erfährt die histologische Feinstruktur der einzelnen Faser durch die Nervenunterbrechung nur geringfügige Veränderungen. Das Faserquerschnittsbild gleicht demjenigen der Normalfaser weitgehend. In der denervierten Faser liegen die im Gegensatz zur Normalfaser viel dünneren Sarkostyle etwas dichter, teilweise ebenfalls in kleinere Bezirke unterteilt (vgl. Abb. 5). Die Tracheenversorgung erscheint durchaus normal. Ebenso sind die Kerne, wie in der Normalfaser, unregelmässig über die gesamte Querschnittsfläche verteilt. Im Operationsstadium liegen die Muskelkerne grösstenteils an der Faserperipherie und teilweise direkt im Faserzentrum. An der Faserperipherie wurden in diesem Stadium Kernmitosen beobachtet. Die Muskelkerne lassen sich von den grösseren Tracheenkernen gut unterscheiden. Dieses Ergebnis (vgl. Abb. 5) belegt, dass die Nervenunterbrechung auf die Verteilung resp. Verschiebung der Muskelkerne während der Imaginalentwicklung keinen Einfluss ausübt. Wie schon erwähnt, konnte in keinem Präparat ein Kernzerfall und eine vom mittleren Normalwert (8,5 μ) abweichende Kernlänge festgestellt werden.

Im histologischen Feinbau der drei untersuchten Muskeln besteht kein Unterschied.

Querstreifung und Sarcomere

Das histologische Bild der Querstreifung der Sarcostyle erscheint in den denervierten Muskeln völlig normal. Allgemein kann gesagt werden, dass die Nervenunterbrechung

auf die Differenzierung und Anordnung der Querstreifenbande keinen Einfluss ausübt. Der histologische Nachweis zweilappiger A-Bänder und A-Halbscheiben mit H-Bändern (Abb. 7) im denervierten Muskel lässt auf eine mögliche Kontraktionsfähigkeit der Faser schliessen, die jedoch physiologisch nicht geprüft werden konnte.

In der denervierten Imago beträgt die mittlere Länge der Sarcomeren beim dlm 2,9 μ, dvm 2,8 μ und bm 2,85 μ. Die Sarcomeren der vergleichbaren normalen Muskeln sind im Mittel 2,9 μ lang.

Kernzahl — Faservolumen — Relation

Wie bereits erwähnt, wird durch die Nervenunterbrechung die Kernteilung viel stärker betroffen als das Dickenwachstum. Im adulten denervierten Muskel ist ein Kern im Mittel also von mehr Plasma umgeben als im Operationsstadium. Allerdings werden die normalen Adultwerte nur etwa zur Hälfte erreicht (dlm 49%, dvm 54%, bm 50%).

2. Untersuchung während der Entwicklung

Der Entwicklungszustand denervierter dlm, dvm und bm wurde am 6. und 9. Puppentag quantitativ erfasst. Leider standen nur einzelne Tiere zur Verfügung, sodass die Ergebnisse nur erste Anhaltspunkte geben können. Gegenüber dem 1. Puppentag scheint die Kernzahl zunächst abzunehmen, um am Schluss wieder etwas höhere Werte als im Operationsstadium zu erreichen. Verglichen mit der Normalentwicklung ist jedenfalls die Kernvermehrung sehr stark gehemmt, namentlich in den ersten postoperativen Tagen. Die Unterschiede zwischen den beiden Puppenstadien sind nicht signifikant.

G. DISKUSSION

1. Allgemeine Reaktion auf den Eingriff

Der angewandte Eingriff, Exstirpation der Thorax- und Abdominalganglien, hat keinen Einfluss auf die Entwicklung des Käferskeletts. Die Körperpigmentation, die Augenentwicklung und die Metamorphose des larvalen Darmes erfolgten durchaus normal. Dagegen wurde das Wachstum der von den entfernten Ganglien innervierten Stamm-, Bein- und Flugmuskeln allgemein stark gehemmt.

Das Längen- und Dickenwachstum der in dieser Arbeit untersuchten fibrillären Flugmuskeln (dlm, dvm, bm) wird von der Nervenunterbrechung wohl stark beeinträchtigt, aber nicht vollständig angehalten.

Lichtmikroskopisch konnten in den denervierten Muskeln in bezug auf die histologische Feinstruktur keine degenerativen Veränderungen festgestellt werden. Obwohl die drei Muskeln verschiedene Funktionen erfüllen, besteht im histologischen Feinbau der Faser, soweit dies lichtmikroskopisch beurteilt werden kann, kein Unterschied. Abgesehen von der geringeren Kerndichte und den dünneren Fibrillen gleicht das Faserquerschnittsbild demjenigen der Normalfaser. Auch die denervierten Muskelfasern weisen, verglichen mit der Normalfaser, eine gut entwickelte Tracheolenversorgung auf. Das histologische Bild der Querstreifung der Fibrillen ist in der denervierten Faser durchaus normal.

Im Operationsstadium liegen die Muskelkerne grösstenteils an der Faserperipherie und einzelne im Faserzentrum. In diesem Stadium wurden an der Faserperipherie Kernmitosen beobachtet. Am 6. Puppentag sind die Muskelkerne, in der denervierten

wie auch in der Normalfaser, unregelmässig über die gesamte Querschnittsfläche verteilt. In den denervierten Muskeln bleibt die Länge und die normale Beschaffenheit der Kerne erhalten. Die Nervenunterbrechung wirkt sich allgemein am stärksten auf die Kernvermehrung aus, indem diese in den denervierten Muskelanlagen weitgehend unterbleibt. Im Vergleich mit der mittleren Kernzahl pro Querschnitt im Operationsstadium weisen in der Imago der denervierte bm und dvm keine signifikante Zunahme, der dlm sogar eine Abnahme auf. Während der Imaginalentwicklung nimmt die Querschnittsfläche des denervierten dlm im Mittel um 116% und die Muskellänge um 45% zu. Wie oben erwähnt, wird jedoch nur die Kernvermehrung, aber nicht die Kernverteilung gestört, d.h. die vorhandenen Kerne könnten auf den nun grösseren Muskel verteilt werden. Dadurch liesse sich die Tatsache erklären, dass der dlm bei der Auswertung weniger Kerne pro Querschnitt aufweist als im Zeitpunkt der Operation.

Die postoperative Entwicklungszeit meiner Versuchstiere war gegenüber derjenigen der Normaltiere nur wenig verlängert. Basler (1969) stellte bei *Antheraea* und Thommen (1973) bei *Gryllus* nach Denervation keine Verlängerung der Entwicklungszeit fest. Nach Teutsch (1970) ist die Entwicklungsdauer bei *Periplaneta* nach der Operation im Durchschnitt auf das Doppelte verlängert.

2. Scheinoperationen

Die Entwicklungszeit der scheinoperierten Puppen war leicht verlängert (21 Tage, 20-21). Vermutlich ist für diese Verzögerung die Beeinträchtigung der für die Imaginalhäutung notwendigen Bein- und Flügelbewegung durch den Wundverschluss verantwortlich. Die Ergebnisse der histologischen quantitativen Auswertung entsprechen denjenigen bei den Normaltieren und belegen, dass die Scheinoperation und der damit verbundene Eingriff in den Stoffwechsel und Wasserhaushalt die Muskelentwicklung nicht beeinflussen konnte.

3. Vergleich mit anderen Insekten

Einleitung

Bei den Holometabolen, *Antheraea pernyi* und *A. polyphemus* (Lepidoptera), [Nüesch 1952, Basler 1969, Nüesch & Bienz 1972] sowie *Pachnoda marginata* Kolbe wurde die Denervation während der Diapause oder am Anfang der Imaginalentwicklung durchgeführt.

Die imaginalen Muskeln der Hemimetabolen entstehen während der Embryonalentwicklung (vgl. Speich 1973). Die Operation in der Larve tangiert bei *Periplaneta americana* L. (Teutsch 1970) und bei *Gryllus bimaculatus* de Geer (Thommen 1973) funktionstüchtige, ausdifferenzierte Muskeln, die allerdings bis zum Adultstadium noch erheblich wachsen. Wenn berücksichtigt wird, dass auch bei Hemimetabolen während des Muskelwachstums stets neue Strukturen gebildet und ausdifferenziert werden, ist eine Gegenüberstellung der Denervationsergebnisse der oben erwähnten Insekten möglich.

Die von mir untersuchten direkten und indirekten Flugmuskeln von *Pachnoda* entsprechen histologisch dem fibrillären Typ. Der von Nüesch et al. untersuchte indirekte dlm von *Antheraea* gehört zu dem von Pringle (1957) beschriebenen Typ der „close packed fibres“. Zudem muss bei einem Vergleich noch berücksichtigt werden, dass es sich bei den dlm von *Antheraea* um synchrone Muskeln handelt, während die Flugmuskulatur von *Pachnoda* asynchron arbeitet.

a) *Vergleich mit Antheraea pernyi Guer. und A. polyphemus Cr.*

Die dlm-Anlage der Diapausepuppe von *Antheraea* besteht aus Plasmasträngen, Kernreihen und spindelförmigen Myoblasten (vgl. EIGENMANN 1965; BIENZ-ISLER 1968 *a*, *b*). Nach Exstirpation des Thorax II-Ganglions zusammen mit dem Konnektivnerv des Ganglions I (Vorderflügelnerv) in der Diapausepuppe von *A. pernyi*, sind im imaginalen Mesothorax von sämtlichen Muskeln nur wenige Fasern vorhanden (BASLER 1969; vgl. NÜESCH 1957, *A. polyphemus*). Diese Feststellung findet bei *Pachnoda marginata* keine Parallele. Die Wirkung der Ganglienexstirpation auf die Muskelanlagen bei *Pachnoda* lässt sich eher mit derjenigen einer Nervendurchtrennung bei *Antheraea* nach Beginn der Imaginalentwicklung vergleichen. Nach BASLER wird in der denervierten Muskelanlage nach Nervenunterbrechung vor dem 9. Tag vorwiegend die Faserteilung und das Dickenwachstum, nach dem 9. Tag das Dickenwachstum bei bereits imaginaler Faserzahl betroffen. Dabei verbessert sich die Entwicklungsleistung des dlm proportional zur Innervationsdauer vor dem Eingriff. Nach NÜESCH & BIENZ (1972) laufen die Differenzierungsprozesse in den denervierten Anlagen in dem vorhandenen Zellmaterial, im einzelnen genau gleich ab wie in den normalen. Diese Feststellung erklärt auch die Beobachtung von BASLER, dass die mit elektrischer Stimulation nachgewiesene Kontraktionsfähigkeit in den beiden Muskeln ungefähr zur gleichen Zeit auftritt. Der Nerv hat bei *Antheraea* keinen Einfluss auf die Differenzierung, den Zeitpunkt des Auftretens der Querstreifung und die Kontraktionsfähigkeit des Muskels. Bei *Pachnoda* konnte die Kontraktionsfähigkeit der denervierten Fasern leider nicht geprüft werden. Wenigstens deutet der histologische Nachweis kontrahierter Sarcomeren auf eine mögliche Kontraktionsfähigkeit der denervierten Faser hin.

Die Feststellung von BASLER, dass im denervierten dlm von *Antheraea* die Kernvermehrung fast vollständig blockiert ist, kann auch für die dlm, dvm und bm von *Pachnoda marginata* bestätigt werden. Bei *Antheraea* weisen normale und denervierte Muskeln in der Imago ein ähnliches Verhältnis zwischen Kernzahl und Fasermasse auf. Zusammen mit den Resultaten früherer Untersuchungen an *Antheraea* gelangten NÜESCH & BIENZ zur Auffassung, dass die entwicklungsfördernde Nervenwirkung nicht direkt in den Ablauf der Kernteilung (Polyamitosen) eingreift, sondern schon Tage vorher das Cytoplasma so beeinflusst, dass die Kernteilungen später ablaufen können. Die Nervenunterbrechung verändert die Eigenschaften des Cytoplasmas derart, dass die amitotische Kernteilung völlig blockiert ist und zudem zahlreiche Kerne durch Pyknose ausfallen. Dies bewirkt eine etwas verlangsamte Differenzierung und nur sehr geringe Massenvermehrung. Bei *Pachnoda* wird nach Denervation um die Muskelkerne der dlm, dvm und bm nur etwa die Hälfte (49%, 54%, 50%) der normalen Plasmamenge aufgebaut. Die nur wenig voneinander abweichenden Werte lassen auch hier auf eine gewisse quantitative Abhängigkeit zwischen Kernzahl und Fasermasse schliessen. Diese Feststellung deutet auf eine eventuell mögliche Cytoplasma-Aenderung durch die Denervation hin, d.h. es würde bei *Pachnoda* ein sehr ähnlicher Mechanismus wie bei *Antheraea* vorliegen. Der Unterschied in der Kernzahl-Faservolumen-Relation beider Versuchstiere spricht aber dafür, dass die massgebenden Faktoren bei beiden Arten verschieden stark wirken.

b) *Vergleich mit Periplaneta americana L.*

Nach der Beobachtung von TEUTSCH (1970) an *Periplaneta* gehen die Wirkungen der einseitigen Nervendurchtrennungen im Metathorax weit über das direkte Innervationsgebiet hinaus. Die Operation hemmt nicht nur den denervierten Muskel, sondern

auch andere Muskeln der Gegenseite und zum Teil auch im Meso- und Prothorax. Das Problem wurde von THOMMEN (1973) eingehend diskutiert. Dieses Übergreifen der Schädigung auf andere Innervationsgebiete konnte BASLER (1969), NÜESCH & BIENZ (1972) bei *Antheraea pernyi* und *A. polyphemus* und THOMMEN (1973) bei *Gryllus bimaculatus* nicht feststellen. Die für eine Muskelentwicklung ohne Nerveneinfluss bei *Pachnoda* unbedingt erforderliche Ganglienektomie verunmöglicht ein Vergleich mit *Periplaneta*. Die denervierten Muskeln zeigen in beiden Körperseiten bei *Pachnoda* eine einheitliche Reaktion.

c) *Vergleich mit Gryllus bimaculatus de Geer*

Wie bei *Pachnoda* wird auch bei *Gryllus* das Muskelwachstum durch den Eingriff nicht vollständig angehalten. Dagegen beobachtete THOMMEN (1973) nach Nervenunterbrechung an den Muskeln von *Gryllus* mitunter stark degenerative Veränderungen. Hier weicht das histologische Querschnittsbild der Faser je nach postoperativer Entwicklungsdauer und je nach Muskel mehr oder weniger stark vom Normalbild ab.

Die Nervenunterbrechung hat bei *Pachnoda* keinen, bei *Gryllus* höchstens einen indirekten Einfluss auf die Querstreifenbildung. Wie bei meinem Versuchstier handelt es sich auch bei den Sarcomeren der im Längenwachstum begriffenen Grillenmuskeln um Neubildungen. Ferner ist bei *Gryllus* die Teilung der Muskelfasern nach Denervation gestört. Die von THOMMEN in den denervierten Muskeln festgestellte z. Teil sogar übersteigerte Kernvermehrung, die zu einer Erhöhung der Kerndichte führt, kann für *Pachnoda* nicht bestätigt werden. Anzeichen eines Kernzerfalls wurden weder bei *Gryllus* noch bei *Pachnoda* gefunden.

4. NERV-MUSKELBEZIEHUNG

a) *Regeneration des Nervensystems*

Aufgrund der Feststellung von BODENSTEIN (1955; 1957) und TEUTSCH (1970) an *Periplaneta americana* L., musste auch bei *Pachnoda* mit der Regenerationsfähigkeit des Nervensystems gerechnet werden. Die hohe Regenerationsfähigkeit des Nervensystems bei *Periplaneta* liess sich nach THOMMEN (1973) in demselben Masse auch für *Gryllus bimaculatus* feststellen. Auch bei *Leptinotarsa* stellte DE KORT (1969) nach Denervation der imaginalen Flugmuskeln eine bemerkenswert hohe Regenerationsfähigkeit des Nervensystems fest. Aufgrund der Reaktionsweise des NS von *Pachnoda marginata* — grosse Wachstumsgeschwindigkeit der Regenerate und die kurze Distanz zwischen Ganglien und Erfolgsorganen — führten die geplanten einseitigen Einzelnervdurchtrennungen nicht zum erhofften Erfolg. Auf Nachoperationen musste verzichtet werden (vgl. Operationstechnik).

In 7 Versuchsreihen wurde nach einer Operationsmethode gesucht, die eine Muskelentwicklung ohne Nervenwirkung, während der gesamten Imaginalentwicklung ermöglicht. Nur mit der Exstirpation der Thorax- und Abdominalganglien konnte eine Muskelreinnervation mit Sicherheit ausgeschlossen werden.

b) *Das Problem der stoffwechselkontrollierenden Nervenwirkung*

Die vorliegenden Untersuchungen an *Pachnoda marginata* haben gezeigt, dass die Muskelentwicklung, von anderen Faktoren (z.B. Hormone) abgesehen, zweifellos und entscheidend von der Innervation abhängig ist. Nach NÜESCH & BIENZ (1972) wirkt der Nerv auf die pupale Muskelanlage bei *Antheraea* entwicklungsfördernd. Die Ergebnisse bei *Pachnoda* schliessen eine ähnliche Nervenwirkung nicht aus.

De Kort (1969) denervierte zu Beginn der imaginalen Diapause die fibrillären dlm von *Leptinotarsa decemlineata* Say.. Im frisch geschlüpften Coloradokäfer sind die Flugmuskeln noch unvollständig entwickelt, d.h. sie sind mit den pupalen Muskeln von *Pachnoda* vergleichbar. Erst während der imaginalen Diapause findet die eigentliche Muskelentwicklung statt. Aufgrund der Ergebnisse biochemischer Auswertungen vertritt de Kort die Auffassung, dass die dauernde Nervenwirkung für eine normale Muskelentwicklung von grösster Wichtigkeit ist. Dass der Nerveneinfluss auch von grosser Bedeutung für die Aufrechterhaltung der Muskeln ist, zeigen die Untersuchungen von Atwood (1973) an adulten Flusskrebsen. Nach Denervation der Scherenöffner-Muskeln bei *Procambarus clarkii* und *P. simulans* verändert sich die Muskulatur erst mit der Nervendegeneration. Die Autoren vermuten, dass ein „trophischer Effekt" der Nervenendigungen für das Überleben des Muskelgewebes verantwortlich ist. Basler (1969) weist auf die Möglichkeit hin, dass eine Wirksubstanz (Transmitter), welche durch die Nervenendigungen abgegeben wird, selbst den stoffwechselkontrollierenden Nerveneinfluss ausübt. Eine experimentell festgelegte Dosis von reinem Sauerstoff unter Druck wirkt nach Basler auf die pupalen Muskeln von *Antheraea* wie eine Denervation. Dieses Ergebnis weist auf eine Wirksubstanz hin, die infolge einer Oxydation ihren spezifischen Einfluss nicht mehr ausüben kann.

Stocker & Nüesch (1975) untersuchten elektronenmikroskopisch die Differenzierung und Entwicklung der neuromuskulären Synapsen während der Imaginalentwicklung von *Antheraea polyphemus*. Dabei wurden Berührungsstellen zwischen Axonen und undifferenzierten Muskelanlagen mit deutlichen Aggregationen präsynaptischer Vesikel entlang der Kontaktzone beobachtet. Diese gehäuft auftretenden Vesikel deuten auf eine mögliche Freisetzung von Wirksubstanzen hin.

Der Transmitter der Wirbeltiere, das Acetylcholin, hat bei Wirbeltieren jedoch keinen Einfluss auf die Erhaltung der Muskeln [Übersicht über die Versuche an Wirbeltieren bei Guth (1968) und Gutmann (1969)]. Bei den Insekten scheint nach Gerschenfeld (1973) das L-Glutamat die Rolle des Transmitters übernommen zu haben. Gerschenfeld gibt zu diesem Problem eine umfassende Literaturübersicht (weitere Literatur siehe dort), vgl. auch Usherwood (1975). Der wirksame Mechanismus des Nervensystems, der nicht für die Kontraktions-Stimulation verantwortlich ist, sondern Aufbau und Stoffwechsel der innervierten Muskeln überwacht, ist bis jetzt weder bei Wirbeltieren noch bei Insekten geklärt.

H. ZUSAMMENFASSUNG

Beim Rosenkäfer *Pachnoda marginata* Kolbe wurde die Imaginalentwicklung normaler und denervierter Flugmuskeln des Metathorax im Lichtmikroskop vor allem morphometrisch quantitativ untersucht.

Im Zusammenhang mit der Denervation wurde auch die Innervation der Flugmuskeln des Metathorax verfolgt. Die Innervation der dorsolongitudinalen und obliquedorsalen Muskeln erfolgt durch den Flügelnerv. Alle übrigen Muskeln werden vom Bein-III-Pleura-Nerv aus innerviert.

Die Differenzierung der denervierten Muskelfasern wird durch den Eingriff nicht wesentlich gestört. Lichtmikroskopisch wurde keine degenerative Veränderung der histologischen Struktur festgestellt.

Die Nervenunterbrechnung wirkt sich allgemein am stärksten auf die Kernvermehrung aus, indem diese in den denervierten Muskelanlagen weitgehend unterbleibt.

Durch die Denervation wird auch das Muskelwachstum stark beeinträchtigt, aber nicht vollständig angehalten. Um die Muskelkerne wird nur die Hälfte der normalen Plasma- und Fibrillenmenge aufgebaut.

Résumé

Chez la cétoine *Pachnoda marginata* nous avons examiné au microscope optique le développement des muscles de vol normaux et dénervés du métathorax de l'imago avant tout d'une manière morphométrique quantitative.

Cette opération n'a pas influencé essentiellement la différentiation des fibres musculaires, un changement dégénératif de la structure histologique ne fut pas constaté au microscope optique.

La névrotomie exerce sa plus grande influence sur la multiplication nucléaire dans les muscles dénervés qui est empêchée considérablement.

L'accroissement des muscles aussi est considérablement gêné par la dénervation, mais il n'est pas arrêté complètement.

La part du volume de fibres musculaires autour du noyau n'atteignant que la moitié de la normale, il s'ensuit que dans un muscle dénervé la quantité normale de plasma et de fibrilles ne peut être constituée.

TABELLE 1 *a*.

Entwicklungsablauf normaler Muskeln: dlm.

	Muskelfasern			Muskellänge				Muskelquerschnitt				Muskelkerne				Kernzahl - Faservolumen - Relation			
Alter (Tage)	1	2	Faserzahl	1	2	Länge in mm	% AW	1	2	Fläche in mm²	% AW	1	2	Anzahl pro Querschnitt	% AW	1	2	µ³/1 Kern	% AW
1.	9	12	58 45-73	9	18	3,00 2,84-3,34	52,6	9	12	0,0286 0,0167-0,0406	4,9	6	8	454 327 - 631	34,3	6	8	455 233-612	14,2
3.	5	7	54 39-62	7	14	3,35 3,15-3,62	58	5	7	0,0765 0,0693-0,0910	13	4	4	669 561 - 786	50	4	4	800 715 - 867	25
6.	5	7	49 29-62	8	16	3,50 3,33-3,67	61	5	7	0,1463 0,1036-0,1627	25	3	3	742 686 - 804	56	3	3	1504 1427-1565	47
9.	5	7	56 47-67	8	16	4,00 3,79-4,25	70	5	7	0,2416 0,2011-0,2853	41	3	3	1117 996 -1282	84	3	3	1741 1559-1996	54
12.	6	8	54 39-62	8	16	5,15 4,75-5,45	90	5	6	0,2947 0,2148-0,3426	50								
15.	5	7	53 49-58	8	16	5,85 5,42-6,25	102	5	7	0,4797 0,4285-0,5328	82	3	3	1193 1060-1330	90	3	3	2810 2753-2838	87
18.	6	8	57 49-61	8	16	5,80 5,55-6,08	101	5	6	0,5152 0,4245-0,6652	88								
Imago	8	10	60 54-68	9	18	5,70 5,17-6,17	100	8	10	0,5865 0,4528-0,6895	100	5	5	1323 1230-1395	100	5	5	3215 2880-3640	100
Imago 10 Monate	5	5	53 41-63	4	8	5,65 5,58-5,75	99	3	3	1,373 1,294 -1,432	234	3	3	1505 1405-1690	113	3	3	6420 5925-6960	200

1 = Anzahl gemessener Tiere, 2 = Anzahl gemessener Muskeln, AW = Adultwert.

TABELLE 1 *b.*

Entwicklungsablauf normaler Muskeln : dvm

Alter (Tage)	Muskelfasern			Muskellänge				Muskelquerschnitt				Muskelkerne				Kernzahl - Faser-volumen - Relation			
	1	2	Faserzahl	1	2	Länge in mm	% AW	1	2	Fläche in mm²	% AW	1	2	Anzahl pro Querschnitt	% AW	1	2	μ³/1 Kern	% AW
1.	9	12	57 31-65	9	18	6,50 6,17-7,08	98	9	12	0,0192 0,0117-0,0252	2,9	6	8	343 278 - 394	24,2	6	8	404 290 - 523	12,1
3.	5	7	60 54-67	7	14	6,55 6,17-7,05	99	5	7	0,0727 0,0676-0,0824	10,8								
6.	5	7	51 41-57	8	16	6,45 6,12-6,91	97	5	7	0,1387 0,1270-0,1574	21	3	3	699 592 - 778	49	3	3	1448 1305-1527	43
9.	5	7	57 45-68	8	16	6,50 6,25-6,92	98	5	7	0,2428 0,1952-0,3571	36	3	3	1088 1005-1168	77	3	3	1928 1456-2285	58
12.	6	8	56 50-62	8	16	6,70 6,25-7,08	101	5	6	0,3085 0,2054-0,3979	46								
15.	5	7	55 53-56	8	16	6,65 6,25-7,00	100	5	7	0,5648 0,5104-0,6452	84	3	3	1284 1251-1401	91	3	3	2943 2749-3143	88
18.	6	8	57 44-90	8	16	6,70 6,25-7,33	101	5	6	0,6601 0,5519-0,8404	98								
Imago	8	10	52 45-60	9	18	6,65 6,25-7,20	100	8	10	0,6697 0,5696-0,7617	100	5	5	1419 1165-1790	100	5	5	3335 2870-3760	100
Imago 10 Monate	4	5	57 49-64	4	8	6,85 6,67-7,08	103	3	3	1,472 1,399 -1,528	220	3	3	1560 1515-1600	110	3	3	6582 6455-6790	198

1 = Anzahl gemessener Tiere, 2 = Anzahl gemessener Muskeln, AW = Adultwert.

TABELLE 1 *c*.

Entwicklungsablauf normaler Muskeln : bm.

	Muskelfasern		Muskellänge			Muskelquerschnitt			Muskelkerne			Kernzahl - Faservolumen - Relation		
Alter (Tage)	1 2	Faserzahl	1 2	Länge in mm	% AW	1 2	Fläche in mm²	% AW	1 2	Anzahl pro Querschnitt	% AW	1 2	μ^3/1 Kern	% AW
1.	9 12	100 88-120	9 18	4,90 4,50-5,41	76	9 12	0,0235 0,0168-0,0344	2,6	6 8	538 475 - 603	24,6	6 8	296 198 - 399	9,7
3.	5 7	110 91-153	7 14	5,25 4,92-5,54	82	5 7	0,0896 0,0814-0,1069	9,8						
6.	5 7	100 80-124	8 16	5,20 4,90-5,50	81	5 7	0,1998 0,1828-0,2108	22	3 3	1269 1059-1400	58	3 3	1148 1049-1294	38
9.	5 7	104 90-118	8 16	5,45 5,08-5,96	85	5 7	0,3121 0,2697-0,3963	34	3 3	1758 1585-1908	80	3 3	1439 1384-1479	47
12.	6 8	102 87-113	8 16	6,15 5,90-6,35	96	5 6	0,4459 0,3234-0,5037	49						
15.	5 7	98 71-109	8 16	6,25 5,85-6,41	97	5 7	0,7877 0,7169-0,8648	86	3 3	2187 1960-2385	100	3 3	2679 2537-2940	88
18.	6 8	95 86-114	8 16	6,30 5,83-6,66	98	5 6	0,8339 0,7044-0,9898	91						
Imago	8 10	100 94-119	9 18	6,40 6,00-6,67	100	8 10	0,9130 0,7679-1,0282	100	5 5	2190 2010-2360	100	5 5	3052 2910-3250	100
Imago 10 Monate	4 5	109 100-115	4 8	6,25 6,17-6,34	97	3 3	2,049 1,887-2,202	225	3 3	2035 1955-2195	93	3 3	7041 6740-7360	231

1 = Anzahl gemessener Tiere, 2 = Anzahl gemessener Muskeln, AW = Adultwert.

TABELLE 2.

Entwicklungsablauf denervierter Muskeln : dlm, dvm, bm.

	Muskelfasern			Muskellänge				Muskelquerschnitt				Muskelkerne				Kernzahl - Faservolumen - Relation			
Alter (Tage)	1	2	Faserzahl	1	2	Länge in mm	% AW	1	2	Fläche in mm²	% AW	1	2	Anzahl pro Querschnitt	% AW	1	2	μ³/1 Kern	% AW
dlm. op. 6.	2	4	52 41-61	2	4	3,30 3,28-3,48	58	2	3	0,0454 0,0438-0,0464	7,8	2	3	267 245-287	20,2	2	3	1199 1069-1318	37,3
dlm, op. 9.	1	2	49 43-55	1	2	3,56	63	1	2	0,0521 0,0486-0,0556	8,9	1	2	262 239-284	19,8	1	2	1402 1375-1429	44,2
dlm, op. Imago	10	20	50 42-64	12	24	4,35 4,00-4,75	76	10	20	0,0620 0,0416-0,0835	10,6	10	20	280 218-361	21,2	10	20	1561 1115-1965	48,6
dvm, op. 6.	2	4	52 51-53	2	4	6,35 6,25-6,40	65	2	3	0,0446 0,0431-0,0463	6,7	2	3	291 274-309	20,5	2	3	1078 1010-1121	32,3
dvm, op. 9.	1	2	36 28-44	1	2	6,45	97	1	2	0,0424 0,0421-0,0426	6,3	1	1	289	20,4	1	2	1133 1003-1262	34,0
dvm, op. Imago	10	20	57 44-68	12	24	6,65 6,15-6,93	100	10	20	0,0967 0,0706-0,1541	14,4	10	20	377 298-555	26,6	10	20	1788 1328-2170	53,6
bm, op. 6.	2	4	87 81-101	2	4	5,05 5,00-5,08	79	2	3	0,0433 0,0301-0,0500	4,7	2	3	435 416-461	18,9	2	3	828 819-837	27,1
bm, op. 9.	1	2	109 109-110	1	2	5,17	81	1	2	0,0559 0,0517-0,0601	6,1	1	2	421 418-424	19,3	1	2	928 865-991	30,4
bm, op. Imago	10	20	87 84-110	12	24	5,50 5,25-5,83	86	10	20	0,1244 0,0753-0,1979	13,6	10	20	565 488-638	25,8	10	20	1537 1080-2165	50,4

1 = Anzahl gemessener Tiere, 2 = Anzahl gemessener Muskeln, AW = Adultwert der normalen Muskeln.

LITERATUR

ABERCROMBIE, M. 1946. Estimation of nuclear population from microtome sections. *Anat. Rec.* 94: 239-247.

ATWOOD, H. L., C. K. GOVIND and G. D. BITTNER. 1973. Ultrastructure of nerve terminals and muscle fibres in denervated crayfish muscle. *Z. Zellforsch. mikrosk. Anat.* 146: 155-165.

BASLER, W. 1969. Untersuchung der Nervenwirkung bei *Antheraea pernyi* Guer. (Lep.) unter besonderer Berücksichtigung der dorsolongitudinalen Flugmuskeln. *Revue suisse Zool.* 76: 297-362.

BIENZ-ISLER, G. 1968*a*. Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die imaginale Struktur der dorsolongitudinalen Flugmuskeln von *Antheraea pernyi* Guer. (Lep.). I. Teil. *Acta anat.* 70: 416-433.

— 1968*b*. Elektronenmikroskopische Untersuchungen über die Entwicklung der dorsolongitudinalen Flugmuskeln von *Antheraea pernyi* Guer. (Lep). II. Teil. *Acta anat.* 70: 524-553.

BODENSTEIN, D. 1955. Contributions to the problem of regeneration in insects. *J. exp. Zool.* 129: 209-224.

— 1957. Studies on nerve regeneration in *Periplaneta americana* L., *J. exp. Zool.* 136: 89-115.

CODY, F. P. and I. E. GRAY. 1938. The changes in the central nervous system during the life history of the beetle *Passalus cornutus* Fabr. (Scarabaeidae). *J. Morph.* 62: 503-521.

DARWIN, F. W. and J. W. S. PRINGLE. 1959. The physiology of insect fibrillar muscle. I. Anatomy and innervation of the basalar muscle of lamellicorn beetles. *Proc. R. Soc. Ser.* B. 151: 194-203.

EIGENMANN, R. 1965. Untersuchungen über die Entwicklung der dorsolongitudinalen Muskeln von *Antheraea pernyi* (Guer, Lep.). *Revue suisse Zool.* 72: 789-840.

GERSCHENFELD, H. M. 1973. Chemical transmission in invertebrate central nervous system and neuromuscular junctions. *Physiol. Rev. 53*: 1-119.

GRESSITT, J. L. 1953. The coconut rhinocerus beetle *(Oryctes rhinoceros)* with particular reference to the Palau Islands. *Bull. Bernice P. Bishop Mus.* 212: 157-171.

GUTH, L. 1968. "Trophic" influences of nerve on muscle. *Physiol. Rev.* 48: 645-687.

GUTMANN, E. 1969. The trophic function of the nerve cell. *Scientia* 104: 122-141.

HENNIG, A. 1967. Fehlerbetrachtungen zur Volumenbestimmung aus der Integration ebener Schnitte. In: WEIBEL E. R. and H. ELIAS (ed.). Quantitative methods in morphology. *Springer, Berlin*, pp. 99-129.

HINTON, H. E. 1961. The role of epidermis in the disposition of tracheae and muscles. *Sci. Progr., Lond.* 49: 329-339.

IKEDA, K., E. G. BOETTIGER. 1965. Studies on the flight mechanism of insects. III. The innervation and electrical activity of the basalar fibrillar flight muscle of the beetle, *Oryctes rhinoceros. J. Insect Physiol.* 11: 791-802.

JORDAN, H. E. 1955. The comparative histology of the striated muscles of leg, wing and elytra of the Japanese beetle. *J. Morph.* 96: 513-535.

KÉLER, S. von, 1963. Entomologisches Wörterbuch. *Akademie — Verlag, Berlin.*

KOPEČ, S. 1923. The influence of the nervous system on the development and regeneration of muscles and integument in insects. *J. exp. Zool.* 37: 14-25.

KORT, C. A. D. de. 1969. Hormons and the structural and biochemical properties of the flight muscles in the Colorado beetle. Thesis. Communications agricultural, *University Wageningen*, pp. 1-63.

MCCANN, F. V., E. G. BOETTIGER. 1961. Studies on the flight mechanism of insects. I. The electrophysiology of fibrillar flight muscle. *J. Gen. Physiol.* 45: 125-142.

MACHIN, K. E., J. W. S. PRINGLE. 1959. The physiology of insect fibrillar muscle. II. Mechanical properties of a beetle flight muscle. *Proc. R. Soc.* Ser. B. 151: 204-225.

MATSUDA, R. 1970. Morphology and evolution of the insect thorax. *Mem. ent. Soc. Can.* n° 76: 1-431.

MICHELS, H. 1880. Beschreibung des Nervensystems von *Oryctes nasicornis* im Larven-, Puppen- und Käferzustande. *Z. wiss. Zool. 34*: 641-702.

NÜESCH, H. 1952. Über den Einfluss der Nerven auf die Muskelentwicklung bei *Telea polyphemus* (Lep.). *Revue suisse Zool.* 59: 294-301.

— 1957*a*. Die Morphologie des Thorax von *Telea polyphemus* (Lep.). II. Nervensystem. *Zool. Jb.*, Abt. Anat. 75: 615-642.

— 1957*b*. Über die Bedeutung des Nervensystems für die Entwicklung anderer Organe. *Verh. naturf. Ges. Basel* 68: 194-216.

— 1968. The role of the nervous system in insect morphogenesis and regeneration. *A. Rev. Ent.* 13: 27-44.

NÜESCH, H., G. BIENZ-ISLER. 1972. Die Entwicklung denervierter Imaginalmuskeln bei *Antheraea polyphemus* (Lep.) und die Frage der entwicklungsfördernden Nervenwirkung. *Zool. Jb.*, Abt. Anat. 89: 333-350.

PRINGLE, J. W. S. 1957. Insect flight. *Cambridge University Press. London.*

— 1974. Locomotion: Flight. In: Rockstein, M. (ed.). The physiology of insecta. *Academic Press, New York*, vol. 3: 433-472.

RÜSCHKAMP, P. F. 1927. Der Flugapparat der Käfer. *Zoologica, Stuttg.* 28 (75): 1-88.

SITTE, H. 1967. Morphometrische Untersuchungen an Zellen. In: WEIBEL, E. R. and H. ELIAS (ed.). Quantitative methods in morphology. *Springer, Berlin*, pp. 167-198.

SMITH, D. S. 1961. The structure of insect fibrillar flight muscle. A study made with special reference to the membrane systems of the fibre. *J. biophys. biochem. Cytol.* 10, suppl.: 123-158.

— 1964. The structure and development of flightless Coleoptera: A light and electron microscopic study of the wings, thoracic exoskeleton and rudimentary flight musculature. *J. Morph.* 114: 107-183.

— 1965. The flight muscles of insects. *Scient. Am.* 212 (6): 76-89.

SPEICH, J. 1973. Untersuchungen über die embryonale Muskelentwicklung bei *Periplaneta americana* L. und bei *Antheraea pernyi* Guer. (Lep.). *Revue suisse Zool.* 80: 931-970.

STELLWAAG, F. 1914. Der Flugapparat der Lamellicornier. *Z. wiss. Zool.* 108: 359-429.

STOCKER, R. F., H. NÜESCH. 1975. Ultrastructural studies on neuromuscular contacts and the formation of junctions in the flight muscle of *Antheraea polyphemus* (Lep.). I. Normal adult development. *Cell Tiss. Res.* 159: 245-266.

STRAUS-DURCKHEIM, H. 1828. Considérations générales sur l'anatomie comparée des animaux articulés. *F. G. Levrault, Paris.*

TEUTSCH-FELBER, D. 1970. Experimentelle und histologische Untersuchungen an der Thoraxmuskulatur von *Periplaneta americana* L. *Revue suisse Zool.* 77: 481-523.

THOMMEN, G. H. 1973. Untersuchungen über die Wirkung der Denervation auf das Muskelwachstum bei *Gryllus bimaculatus* de Geer. *Diss. Basel.*

USHERWOOD, P. N. R. 1975. Insect muscle. *Academic Press, New York.*

WILLIAMS, C. M. 1946. Continuous anesthesia for insects. *Science N. Y.* 103: 57-59.

— and H. SCHNEIDERMAN. 1952. The necessity of motor innervation for the development of insect muscles. *Anat. Rec.* 113: 560-561.

WYNIGER, R. 1974. Insektenzucht. *Eugen Ulmer, Stuttgart*, pp. 210-211.

Anschrift des Verfassers:

Zoolog. Institut der Universität
Rheinsprung 9
CH-4051 Basel
Schweiz

ABB. 4

Querschnitt durch den bm am 1. Puppentag (7 h). Operationsstadium. Hämalaun/Benzopurpurin. Immersions-Objektiv 50×. Die Muskelkerne liegen grösstenteils an der Peripherie und teilweise im Faserzentrum. In diesem Stadium wurden Kernmitosen an der Peripherie beobachtet. Die Tracheenkerne sind grösser und ihr Chromatin ist feiner verteilt. Die Fibrillen sind erkennbar.

ABB. 5

Querschnitt durch 2 Fasern des denervierten bm einer Imago. Hämalaun/Benzopurpurin. Immersions-Objektiv 50×. Die denervierte Faser weist keine Degenerationserscheinungen auf. Die Muskelkerne sind über die gesamte Fläche verteilt. Die Fibrillen sind im Gegensatz zum Normalmuskel etwas dünner. Unten: Tracheole dringt in das Sarcoplasma der Faser ein. Oben: Fettkörper.

ABB. 6

Querschnitt durch eine Faser des imaginalen Normal-bm. Hämalaun/Benzopurpurin. Immersions-Objektiv 50×. Die Faser ist von Fettkörper umgeben. Die Muskelkerne sind unregelmässig über den Querschnitt verteilt. Die mächtigen Fibrillen liegen teilweise in Gruppen nebeneinander.

ABB. 7

Längsschnitt durch Faser des denervierten bm einer Imago. Hämatoxylin Heidenhain. Immersions-Objektiv 100×. Links oben: Zwischen den A-Halbscheiben erscheinen die H-Bänder.